УДК 576.895.122.2

РАЗВИТИЕ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ ICHTHYOCOTYLURUS VARIEGATUS (TREMATODA: STRIGEIDAE)

© Е. Б. Голубева

Статья посвящена изучению развития половой системы марит *Ichthyocotylurus variegatus* от стадии недифференцированного полового зачатка у метацеркарии до момента откладки яиц половозрелыми особями. Установлено, что в процессе маритогонии происходит раннее созревание элементов половой системы. Наблюдали сильную асинхронность в интенсивности развития элементов репродуктивного комплекса у разных особей.

Представители отряда Strigeidida постоянно привлекают к себе внимание исследователей. Этот интерес вызван разными причинами, одна из них — особенности развития метацеркарий, которые претерпевают глубокие морфологические изменения в онтогенезе.

В литературе имеются данные по строению переднего отдела тела, органа Брандеса и псевдоприсосок марит. Строение их заднего, или полового, сегмента изучено фрагментарно.

К настоящему времени известно, что у представителей отряда Strigedidae в процессе маритогонии происходит очень быстрое обособление репродуктивного отдела тела и раннее созревание элементов половой системы (Odening, Bockhardt, 1971; Voge, Yeong, 1971; Halton, Mitchel, 1984).

В данной работе была сделана попытка проследить в экспериментальных условиях развитие элементов половой системы трематод *Ichthyocotylurus variegatus* (сем. Strigeidae) от стадии инвазионной метацеркарии до половозрелой мариты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для эксперимента были получены метацеркарии *Ichthyocotylurus variegatus* из спонтанно зараженных окуней (*Perca fluviatilis*). Из них были отобраны «зрелые» инвазионные личинки, которых затем скармливали птенцам озерной чайки (*Larus ridibudus*). Каждый 24 ч вскрывали одну птицу. Черви обычно локализовались в задней трети тонкой кишки.

Изучение морфологии марит разного возраста проводили на живых экземплярах, по тотальным препаратам и на полутонких срезах (около 1 мк толщины). Для приготовления тотальных препаратов были использованы стандартные методики. Для изготовления полутонких срезов червей фиксировали 4 ч — 4 %-ным глутаральдегидом с последующей фиксацией 2 %-ным OsO_4 в течение 1 ч. При приготовлении растворов фиксаторов и для промывки материала использовали кокадилатный буфер. Далее трематод заключали в эпон-аралдитную смесь.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Зрелые метацеркарии

Зрелые метацеркарии *Ichthyocotylurus variegatus* обладают хорошо выраженными ротовой и брюшной присосками (рис. 1). За брюшной присоской располагается массивный орган Брандеса с развитым комплексом протеолитических желез (Erasmus, Ohman, 1963). Половой зачаток маленький, совершенно не дифференцирован и у большинства экземпляров полностью закрывается железами органа Брандеса.

Общая характеристика развивающейся мариты

Сосальщики, которых извлекли из кишечника хозяина через 24 ч после заражения, заметно отличались по своему строению от метацеркарий. Боковые участки тела, ограничивающие брюшную поверхность, сильно разрастаются. Кроме того, образуется складка на вентральной поверхности, которая постепенно «надвигается» на орган Брандеса (она растет вперед). Таким образом, развивается бокал переднего отдела тела. Одновременно с этим начинает обособляться задний или репродуктивный отдел тела (рис. 2, *а*). Половой зачаток у большинства 1-дневных марит заметно увеличивается в размерах, но еще не дифференцирован (рис. 2, *б*). У некоторых экземпляров отчетливо выделяются 2 овальных семенника, которые отделены от остальных клеток зачатка пограничной пластинкой (рис. 2, *в*). Будущий яичник представляет собой рыхлую массу клеток с крупными округлыми ядрами. В дорсальном направлении от него тянется тонкий клеточный тяж — зачаток яйцевода, который затем резко поворачивает в промежуток между семенниками — это зачаток оотипа.

На 2-е и 3-е сутки мариты *I. variegatus* имеют элементы мужской и женской половой систем (рис. 3, *а*; 4). К 4-му дню развития у некоторых экземпляров в матке можно наблюдать несформированные яйца, а на 5-е сутки матка практически всех червей содержит большое количество яиц, находящихся на различных стадиях созревания (рис. 5, *а*, *в*).

Развитие мужской половой системы

Семенники. Если у 1-дневных марит семенники слабо дифференцированы, то ко 2-му дню развития они становятся отчетливо заметны и приобретают лопастную форму (рис. 3, *а*, *б*). Изнутри семенник выстилается герминативным эпителием, кнаружи от него находится пограничная пластинка, за которой следует тонкий слой кольцевых мышц. Далее следует пласт мелких клеток, отделяющих семенник от паренхимы. Поверхностный слой семенника состоит из мелких клеток, содержащих ядра с конденсированным хроматином. В серединной его части расположены крупные клетки со слабоокрашивающимися ядрами. Зачаточные тяжи семяпроводов и семянного канала состоят из таких же клеток (рис. 4, *б*).

У 3-дневных марит семенники состоят только из мелких клеток. Крупных клеток, ранее заполнявших середину семенника, к этому времени обнаружить не удается.

5-дневные мариты имеют полностью сформированную мужскую половую систему. Центральную часть семенника занимают активно делящиеся сперматогонии, и одновременно начинается процесс созревания сперматозоидов (рис. 6, *б*).

Мужские половые протоки. Семяпроводы начинаются от срединной части семенников и тянутся к переднему концу тела латеральнее матки, сливаясь в семянной канал на уровне передней границы яичника. Семянной канал направлен к заднему концу тела немного дорсальнее матки и так же, как и она, многократно изгибается в дорсовентральном направлении. Проследить соединение концевого участка канала с зачатком полового атриума еще не удается (рис. 3, *б*; 4, *б*).

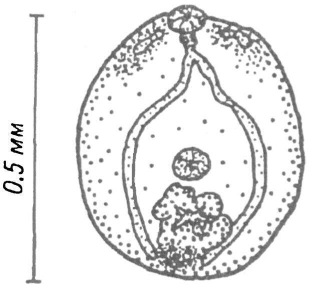

Рис. 1. Зрелая метацеркария *Ichthyocotylurus variegatus* (общий вид).

Fig. 1. The mature metacercaria *Ichthyocotylurus variegatus* (general view).

На 2-е и 3-и сутки развития зачатки протоков еще не имеют просвета (рис. 4, *б*). Последний появляется только у 4-дневных особей и заполнен остатками отмирающих клеток (рис. 6, *б*), а на 5-е сутки целиком забит сперматозоидами.

Концевой участок семявыносящего канала резко сужается и переходит в тонкий клеточный тяж будущего семяизвергательного канала.

На начальных этапах развития протоки окружены рыхлым слоем паренхимных клеток. Под ними формируются пучки кольцевых мышц, и по мере их развития слой паренхимных клеток истончается и исчезает (рис. 4, *б*; 6, *б*).

Семяпроводы изнутри выстилаются плоскими эпителиальными клетками, апикальная поверхность которых несет многочисленные мелкие выросты (рис. 6, *б*). Проксимальный участок семяпровода имеет вид тонкого извитого канальца. Его дистальный отдел расширяется, и количество выростов эпителия здесь уменьшается (рис. 6, *б*). Семявыносящий канал — это широкая извитая трубка, которая выстилается крупными клетками, несущими на своей поверхности хаотично разбросанные выросты разной длины. Снаружи в участках впячивания эпителия семяпровода видны пучки кольцевых мышц (рис. 6; *б*). На уровне заднего края заднего семенника канал

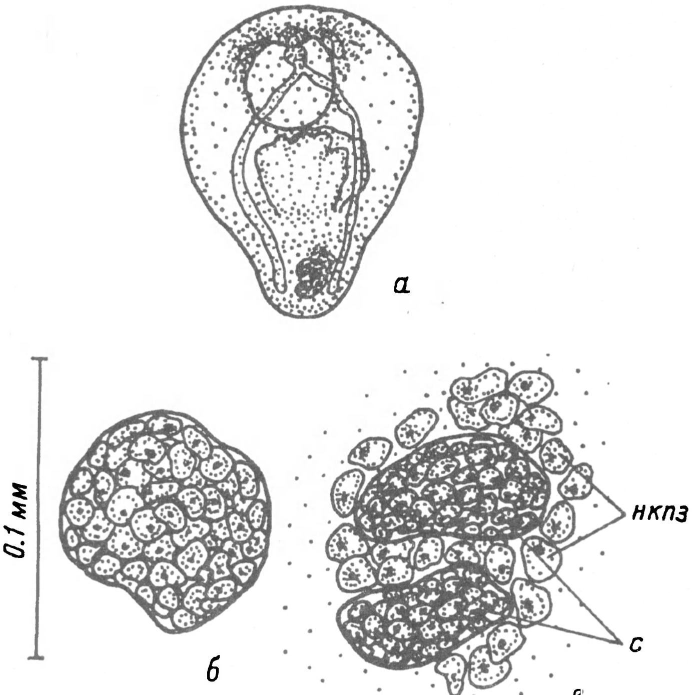

Рис. 2. Марита *I. variegatus* на 1-е сутки развития.

а — общий вид; *б* — недифференцированный половой зачаток; *в* — начало дифференциации полового зачатка; *нкпз* — недифференцированные клетки полового зачатка; *с* — семенники.

Fig. 2. Adult of the *I. variegatus* on the first day of the development.

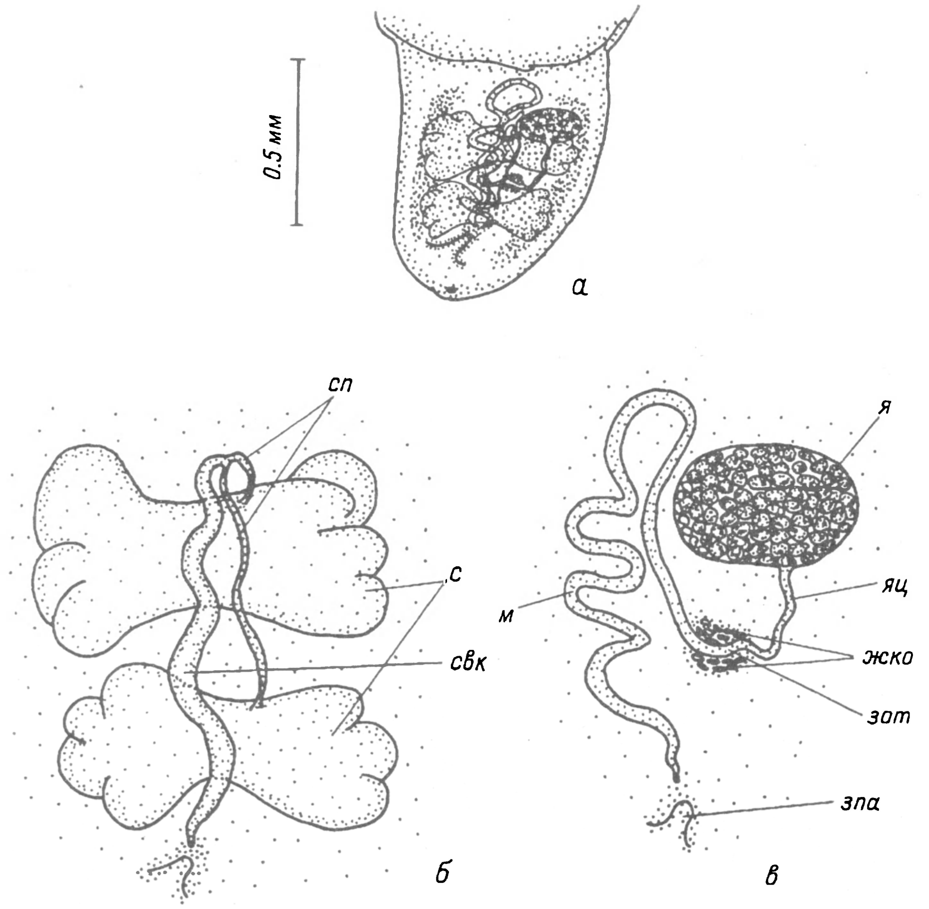

Рис. 3. Марита *I. variegatus* на 2-е сутки развития.

а — общий вид заднего сегмента; *б* — мужская половая система; *в* — женская половая система; *зот* — зачаток оотипа; *зпа* — зачаток полового атриума; *м* — матка; *свк* — семявыносящий канал; *сп* — семяпроводы; *я* — яичник; *яц* — яйцевод.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 2.

Fig. 3. Adult of the *I. variegatus* on the second day of the development.

сужается и поворачивает к вентральной поверхности тела. Затем опять тянется к заднему концу сегмента и на этом участке в него впадают многочисленные 1-клеточные железы (рис. 6, б), далее он сужается и продолжается в семяизвергательный канал. Его выстилает эпителий с тонкими выростами на апикальной поверхности, а снаружи окружает слой продольных и кольцевых мышц (рис. 6, *б*). Конец канала открывается общей с метратермом порой в половой атриум (рис. 6, *б*).

Развитие женской половой системы

Яичник. В самом начале развития яичник обособляется от общей массы паренхимы в виде группы крупных клеток с конденсированным хроматином в ядрах. На 2-е сутки развития он отделяется от окружающих тканей пограничной пластинкой и тонким слоем кольцевых мышц (рис. 4, *а*). Изнутри яичник заполнен крупными активно делящимися клетками (рис. 4, *а*). К 3-му дню развития среди множества

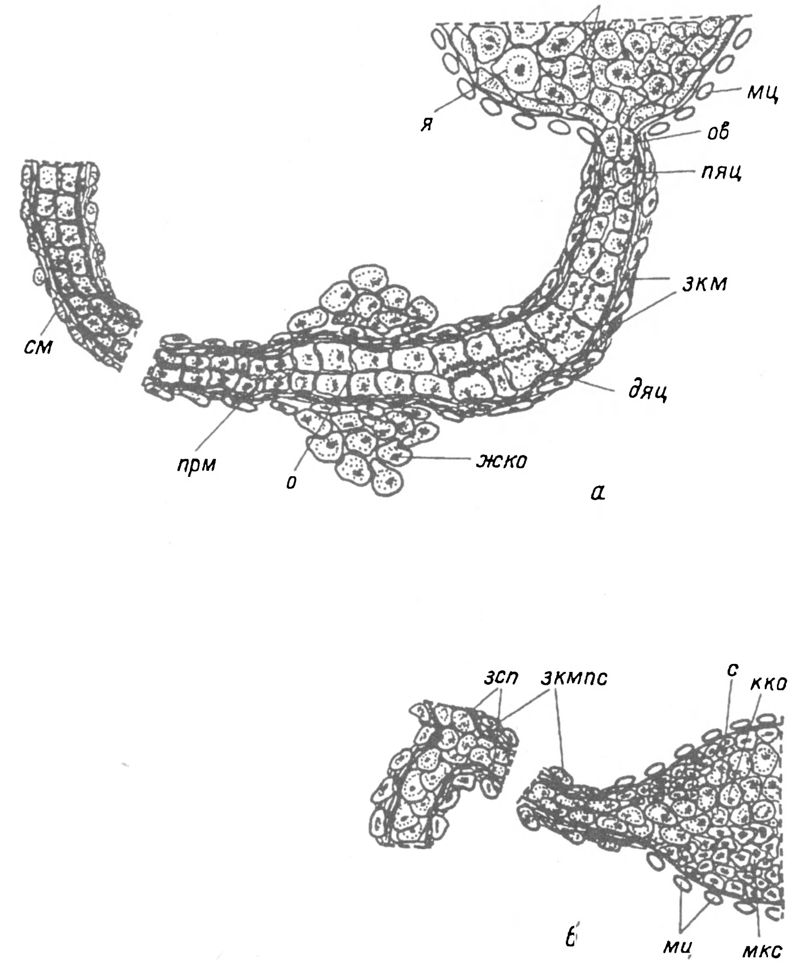

Рис. 4. Строение элементов половой системы *I. variegatus* на 2-е сутки развития.

а — женская половая, *б* — мужская половая системы; *дяц* — дистальная часть яйцевода; *зкм* — зачаток кольцевой мускулатуры; *зкмпс* — зачатки кольцевой мускулатуры семяпроводов; *зсп* — зачатки семяпроводов; *жко* — железистые клетки оотипа; *ккс* — крупные клетки семенника, располагающиеся в его центральной части; *мц* — мышцы; *мкс* — мелкие клетки семенника, которые располагаются под эпителиальной пластинкой; *о* — оотип; *ов* — овикапт; *прм* — праксимальный отдел матки; *пяц* — праксимальная часть яйцевода; *см* — срединный отдел матки; *стм* — стадии митоза.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 2 и 3.

Fig. 4. The texture of the reproductive system on the second day of the development.

недифференцированных клеток попадаются зрелые оогонии. На 5-е сутки яичник забит оогониями на разных стадиях зрелости (рис. 6, *а*). По периферии яичника (под пограничной пластинкой) располагаются плоские структурные клетки. Между ними и развивающимися оогониями видны мелкие клетки со слабо прокрашивающимися ядрами (рис. 6, *а*).

Половые протоки. У 2-дневных особей хорошо виден образующийся в задней части яичника зачаток воронки овикапта. От него в дорсовентральном направлении отходит клеточный тяж зачатка яйцевода, лауерова канала на этой стадии развития обнаружить не удается. Участок клеточного тяжа, расположенный между семенниками, в дальнейшем развивается в оотип. Вокруг него видно множество мелких клеток, образующих железы оотипа (рис. 4, *а*). Дистальный участок зачатка оотипа резко

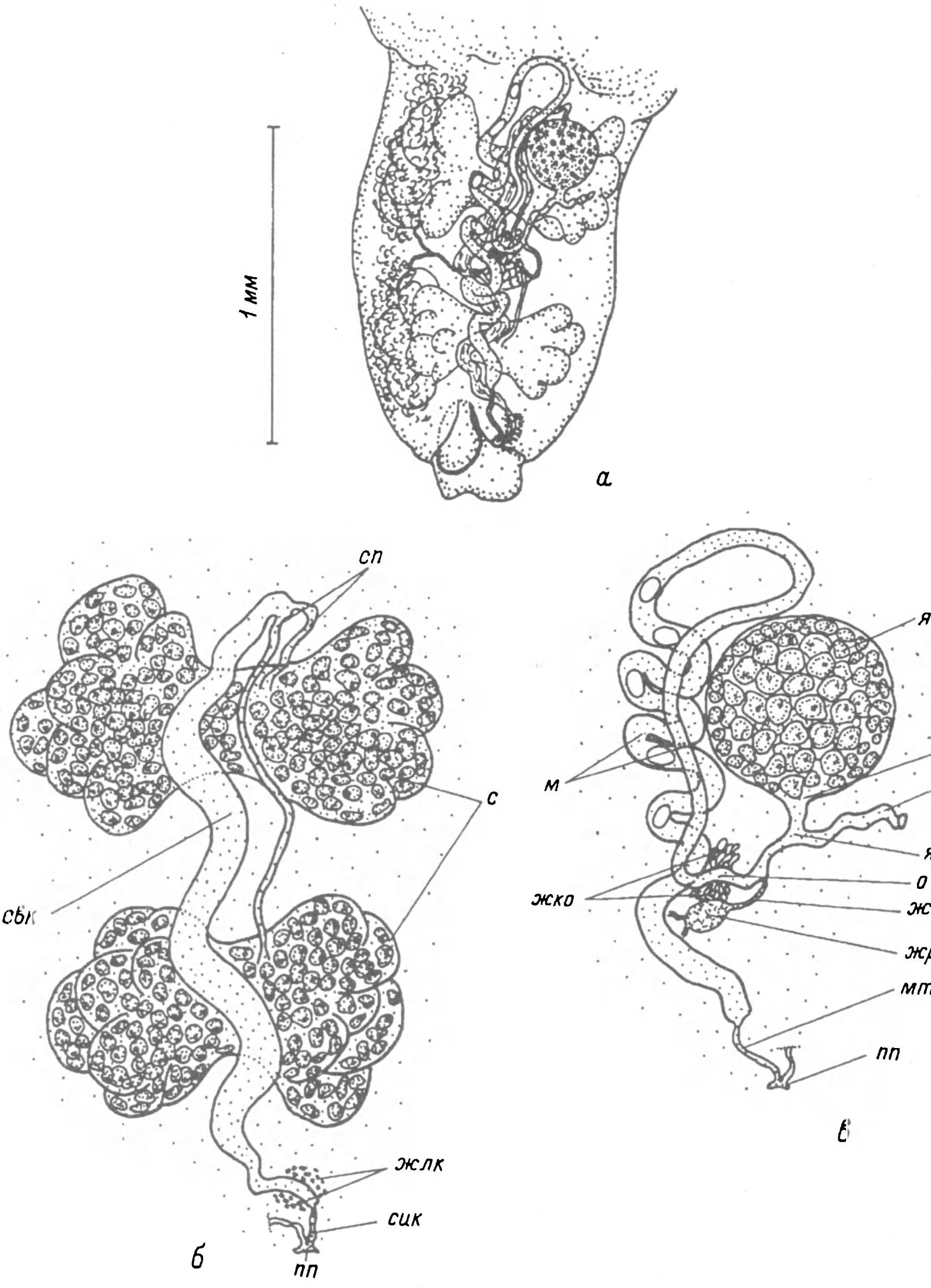

Рис. 5. Марита *I. variegatus* на 4-е сутки развития.

а — общий вид заднего сегмента; *б* — мужская половая, *в* — женская половая системы; *жлк* — железистые клетки; *жп* — желточный проток; *жр* — желточный резервуар; *лк* — лауреров канал; *мт* — метратерм; *пп* — половая пора; *сик* — семяизвергательный канал.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 2—4.

Fig. 5. Adult of the *I. variegatus* on the 4th day of the development.

заворачивает к переднему концу сегмента и плавно переходит в проксимальный отдел матки. Она тянется вперед и делает большую петлю перед яичником, после чего тянется к заднему концу тела, несколько раз изгибаясь в дорсовентральном направлении (рис. 3, *в*). К 3-му дню развития по всей длине яйцевода, оотипа и матки виден просвет и так же, как в семяпроводах и семявыносящем канале, в полости протоков находится множество остаточных тел отмирающих клеток.

На 4-е сутки женские половые протоки полностью сформированы. Только на этой стадии у червей удается обнаружить лауреров канал, который отходит от проксимальной части яйцевода и в виде коротенькой трубочки тянется к вентральной поверхности тела (рис. 6, *а*).

На 2-е и 3-и сутки развития все протоки женской половой системы выстланы крупными эпителиальными клетками (рис. 4, *а*). По мере образования просвета в каналах клетки начинают дифференцироваться.

На 4-е сутки развития овикапт выстилают крупные клетки. За сфинктером, отделяющим овикапт от яйцевода, эпителиальная выстилка представлена уплощенными клетками, апикальная поверхность которых в этом участке снабжена редкими выростами. Это проксимальный отдел яйцевода, который тянется к заднему концу тела (рис. 6, *а*). В средней части в него открывается лауреров канал. Его выстилка представлена продолжением тегумента тела. Клетки дистальной части яйцевода снабжены многочисленными выростами (рис. 6, *а*). Эпителий оотипа состоит из более крупных клеток с длинными тонкими ворсинками на апикальной поверхности, в просвет оотипа открываются протоки на апикальной поверхности, в просвет оотипа открываются протоки одноклеточных желез (рис. 6, *а*). В проксимальном отделе матки количество клеточных выростов увеличивается, и они удлиняются, такое же строение имеет срединный отдел матки. По мере приближения к дистальному концу просвет постепенно расширяется, а эпителиальные клетки постепенно уплощаются. Около полового атриума матка отделяется от метратерма мышечным сфинктером. Метратерм представляет собой узкую трубку, окруженную мощным слоем кольцевых и продольных мышц (рис. 6, *а*).

Желточники. В первые двое суток развития они представлены двумя латерально расположенными тяжами клеток, которые еще совершенно не дифференцированы. На 4-е сутки просматриваются группы желточных фолликул, которые выявляются от передней границы заднего сегмента к дистальному его концу. Клеточная масса фолликул представлена незрелыми желточными клетками с очень крупными ядрами. Через сутки становятся заметны парные протоки (очень тонкие), которые направляются от латеральных сторон тела к центральной его части, где впадают в желточный резервуар. Последний располагается за оотипом (рис. 6, *а*). От него отходит тонкий каналец и соединяется с дистальным участком яйцевода, непосредственно перед оотипом (рис. 6, *а*). К 5-му дню развития среди клеточной массы желточных фолликул можно выделить две группы клеток. Первая группа включает незрелые клетки с крупными ядрами и тонким слоем цитоплазмы, заполненным гранулярным секретом. Вторая группа — желточные клетки очень крупных размеров. Они содержат относительно небольшие ядра, а цитоплазма заполнена желточными гранулами (рис. 6, *а*).

Половой атриум. Ко 2-му дню развития на заднем конце тела вентральнее экскреторной поры становится заметным глубокое впячивание тегумента. Контакта между внутренней поверхностью впячивания и дистальными участками семявыносящего канала и матки проследить не удается (рис. 7, *а*). На 3-и сутки углубление тегумента превращается в конусовидную воронку, и только у 4-дневных марит атриум полностью дифференцируется (рис. 7, *б*, *в*). Стенки полового атриума снабжены хорошо развитой мускулатурой. В полости атриума расположен мышечный вырост, называемый в литературе генитальным бульбусом (Судариков, 1959). Этот вырост снабжен мощными пучками радиальных мышц. У живых экземпляров он очень подвижен и при погружении в полость атриума прикрывает половую пору как язычком. Она представляет собой место слияния семяизвергательного канала и матки

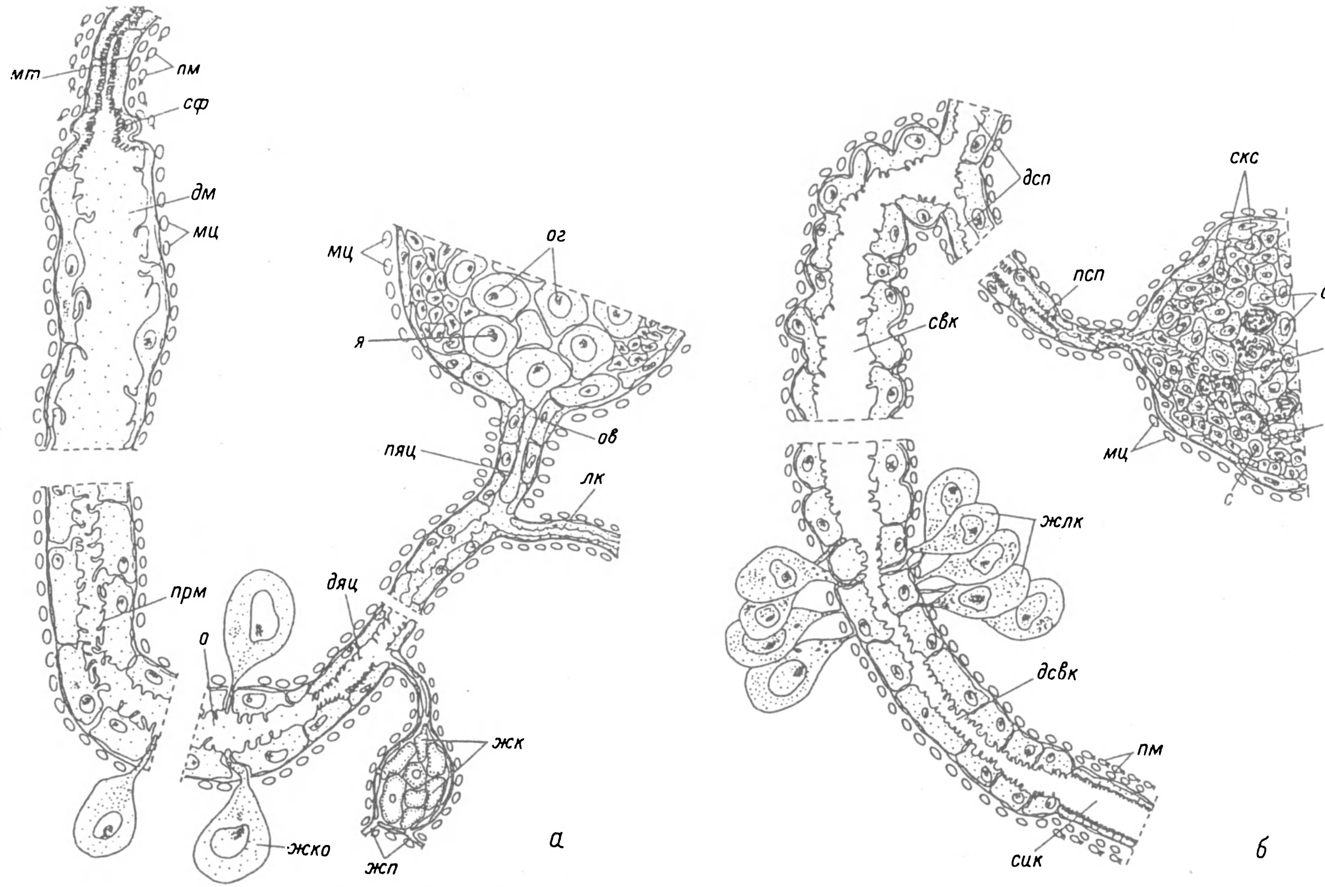

Рис. 6. Строение элементов половой системы *I. variegatus* на 4-е сутки развития.

а — мужская половая, *б* — женская половая системы; *дм* — дистальный отдел матки; *дсвк* — дистальный отдел семявыносящего канала; *дсп* — дистальный отдел семяпровода; *зрсп* — зрелые сперматиды; *жк* — желточные клетки; *от* — остаточные тела; *ог* — оогонии; *пм* — продольная мускулатура; *псп* — проксимальный отдел семяпровода; *скс* — структурные клетки семенника; *спр* — сперматогонии; *сф* — сфинктер.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 2—5.

Fig. 6. The texture of the reproductive system on the 4th day of the development.

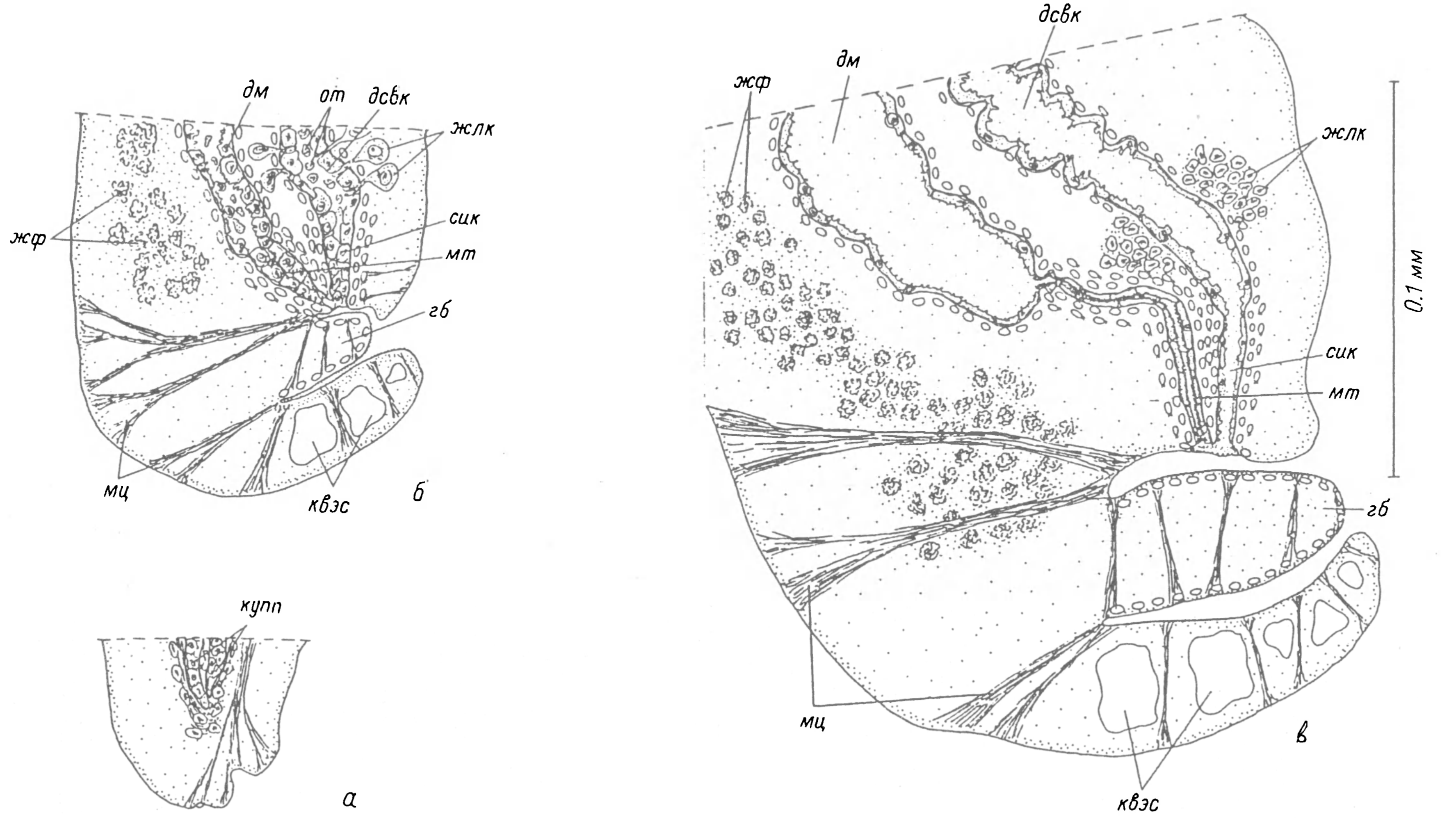

Рис. 7. Развитие полового атриума.

а — половой атриум на 2-е сутки развития; ***б*** — половой атриум на 4-е сутки развития; ***в*** — половой атриум на 5-е сутки развития; ***гб*** — генитальный бульбус; ***жф*** — желточные фалликулы; ***квэс*** — каналы вторичной экскреторной системы; ***купп*** — концевые участки половых протоков.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 3—6.

Fig. 7. The development of the sexual atrium.

и снабжена мощным мышечным сфинктером. Пора выстлана изнутри тегументом, вся поверхность которого усеяна чувствительными сосочками.

ОБСУЖДЕНИЕ

Метацеркария, попадая в кишечник чайки, имеет недифференцированный половой зачаток. В последующие сутки развитие женской и мужской половых систем происходит несинхронно, проявляется протерандрия. В первую очередь у 1-дневных марит начинают обособляться семенники, яичник дифференцируется только через сутки. Но тем не менее в этот период женская половая система развивается более интенсивно, чем мужская. Уже у 4-дневных марит в яичнике можно обнаружить зрелые оогонии. В протоках женской половой системы просвет появляется на сутки раньше, чем в протоках мужской. Только лауреров канал и метратерм дифференцируются на 4-е сутки и еще позже (через день) — желточники и их протоки. В метратерме просвет образуется только на 5-е сутки одновременно с просветом семяизвергательного канала. Видимо, у 5-дневных марит пусковым моментом для этого служит нормальное функционирование яичника, желточников и семенников. Таким образом, сначала мы наблюдаем некоторую асинхронность в созревании элементов репродуктивного комплекса в первые 4 сут, но к 5-му дню развития весь комплекс у большинства марит *I. variegatus* функционирует как слаженный механизм.

Одновозрастные мариты *I. variegatus* могут иметь половую систему различной степени зрелости. Например, в 1-е сутки развития мы обнаруживаем экземпляры с совершенно недифференцированным половым зачатком и одновременно с ним экземпляры с семенниками, обособленными от остальной герминальной массы. Среди 4-дневных марит попадаются черви, у которых матка содержит большое количество яиц, а также экземпляры, в яичнике которых видны единичные зрелые оогонии.

Выводные протоки половой системы *I. variegatus* заметно отличаются по своему строению от того, что описывалось ранее. По данным Сударикова (1959, с. 273), «Стенки дистального участка матки снабжены кольцевой и продольной мускулатурой». Но метратерма, как такового, Судариков у представителей сем. Strigeidae не описывает. Наши данные позволяют назвать этот участок матки именно метратермом. Во-первых, между последним и концевым отделом собственно матки имеется мышечный сфинктер; во-вторых, его просвет резко сужен, а стенки утолщаются за счет дополнительного слоя продольных мышц, и в-третьих, выстилку метратерма образует наружная пластинка тегумента, снабженная многочисленными выростами, т. е. по строению этот отдел матки соответствует типичному метратерму.

Самый проксимальный участок семявыносящего канала идентичен описанию, приведенному Судариковым (1959), однако есть и некоторые различия. Так, по нашим данным, он практически сразу расширяется и его стенки становятся складчатыми, а Судариков это вздутие описывает только для дистальной части протока. Изнутри канал выстилается крупными клетками, апикальная поверхность образует выросты различной формы и длины. Видимо, семявыносящий канал по всей длине выполняет функции семянного пузырька. Дистальная часть протока сужается, и здесь в его полость вдаются многочисленные выросты. Далее он переходит в узкий семяизвергательный канал, который имеет толстую мышечную стенку, состоящую из кольцевых и продольных мышц. Канал направляется к половому атриуму, где общей порой с метратермом открывается в полость атриума, а не раздельно, как это описывалось ранее (Судариков, 1959). Отверстие поры прикрывается мышечным генитальным бульбусом.

Анализируя в целом развитие половой системы *I. variegatus*, можно сказать, что данные, полученные в эксперименте, не противоречат тому, что изложено у Оденинга (Odening, Bockhardt, 1971) и у Халтона (Halton, Mitchel, 1984). А именно: маритогония *I. variegatus* продолжается не более 4—6 сут.

Список литературы

Судариков В. Е. Отряд Strigeidida (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959 // Трематоды животных и человека. Под ред. акад. К. И. Скрябина. Т. 14. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 219—634.

Erasmus D., Chman C. The structure and function of the adhesive organ in strigeoid trematodes // Ann. N. J. Acad. Sci. 1963. Vol. 113. P. 7—35.

Halton D., Mitchell J. Cotylurus erraticus: section autoradiography of thymidine incorporation during growth and development in vitro // Zeit. Parasitenk. 1984. Bd 70, H. 4. S. 515—524.

Odening K., Bockhardt I. Der Lebenszyklus des Trematoden Cotylurus variegatus im Spree-Havel-Seengebiet // Biol. Zbl. 1971. Bd 90. S. 49—84.

Voge M., Yeong K. Grouth in vitro of Cotylurus lutzi Basch 1959 (Trematoda: Strigeidae), from tetracotyle to patent adult // Inter. J. Parasitol. 1971. Vol. 1. P. 139—143.

ИЭВБ РАН, Тольятти, 445003;
ГосНИОРХ, С.-Петербург, 199053

Поступила 10.10.1999

THE DEVELOPMENT OF REPRODUCTIVE SYSTEM OF ICHTHYOCOTYLURUS VARIEGATUS (TREMATODA: STRIGEIDAE)

E. B. Golubeva

Key words: reproductive system, development, *Ichthyocotylurus variegatus*, metacercaria.

SUMMARY

The development of *Ichthyocotylurus variegatus* from metacercariae to ovigerous adults in the natural definitive host (Larus ridibundus) was examined at 24 h intervals. The metacercariae develope to the adults through a somatic growth of hindbody; the gametogeny and vitellogenesis take 4—6 days. During the first day of development the pair of testes are separated from the genital anlage. The ovary differentiates one day later. Genital ducts are completely differentiated on 4 th day after the beginning of spermatogenesis and cogenesis. The vitelline cells developed from 2nd to 5th day. They take an origin from the subtegumental cells of hindbody. The hind part of uterus in strigeoid adults is identical to the metraterm of other trematodes. The spermaduct along all its length works as a spermatic bladder.